云 南 植 物 研 究　1996; 增刊Ⅷ: 48—58
Acta Botanica Yunnanica

宽瓣豹子花形态特征的多态性研究*

虞 泓 黄瑞复 党承林
（云南大学生物系，昆明 650091）
（云南大学进化生态学研究实验室，昆明 650091）

摘要 调查研究了云南大理苍山宽瓣豹子花居群的株高、节间长度、轮生叶片数、叶片长度与宽度、每株花朵数、花瓣长度与宽度、花瓣斑点大小与数目等形态特征的多态性，旨在探讨其形态特征的变异式样，揭示形态性状的多态性和分布频率。研究表明，所研究的性状均具有多态性，且分布式样各不相同。其中，株高、叶片长度与宽度、内外轮花瓣长度与宽度以及花朵数均为既可遗传又受环境作用的数量性状，且环境对它们的饰变作用很强。与此相反，轮生叶片数、内外轮花瓣长与宽之比、内外轮花瓣上斑点大小、形态、数目及其分布式样等均是较稳定的遗传性状，在居群中变异突出，是研究遗传多样性的好性状。研究还表明居群内存在较大的遗传变异，个体的杂合程度较高。杂合有利性是造成居群多态现象和保持一定杂合程度的重要原因。环境异质性则是导致居群内平衡多态现象的另一重要原因。

关键词 宽瓣豹子花，苍山，居群，形态特征，多态性

A STUDY ON THE POLYMOPHISM OF MORPHOLOGICAL CHARACTER OF NOMOCHARIS MAIREI

YU Hong, HUANG Rui-Fu, DANG Cheng-Lin
(*Biology Department, Yunnan University,* Kunming 650091)
(*Laboratory of Evolutionary Ecology, Yunnan University,* Kunming 650091)

Abstract The biology population of *Nomocharis mairei* Lévl. which comes from Canshan Mountains, Dali, Yunnan, was investigated in this paper. The morphological characters were statistically analyzed in the population. The characters are as follows the plant height, internodal length, leaf number of cycle, length and broad of leaf, flower number of individual, length and broad of inner or outer petal, diameter and number of dot on inner of outer etal. The polymorphism of the characters and their frequencies were describedin the population. As a result, all characters investigated appear obvious polymorphism, which is different one another in the variation patterns. Among the characters, the plant height, length and broad of leaf, flower number of individual, length and broad of inner of outer petal are quantitative characters which are heritable and environmental effecting. Whenever they are expected the genetic componet of

* 国家自然科学基金(39170063)和中国科学院植物研究所系统与进化开放研究实验室资助
1994-09-19 收稿, 1995-05-31 修回

the variation to be small and variation to be largely environmental. As opposed to these characters, the leaf number of cycle, ratio between length and broad of inner or outer petal, dot morph, dot diameter, dot number and its variation patterns are more stable inheritance characters. The characters which vary obviously are good characters to be used to study the genetic diversity in the species. The results also show the great deal of genetic variation exists and the majority of individual have more heterozygosity in the population. The heterozygous advantage is an important factor which causes the polymorphism and maintains some more heterozygosity in the population. And the environmental heterogeneity is another important factor which keeps the balanced polymorphism in the population.

Key words *Nomocharis mairei,* Cangshan Mountains, Population, Morphological character, Polymorphism

多态现象 (polymorphism), 简称多态性，是居群生物学和遗传多样性研究的重要内容。除了濒于绝灭个体数量很小的居群以外，任何生物居群内都存在多态现象。当前多态性研究主要是探讨居群内多态性的变异式样，即揭示多态现象及其分布频率，以探讨多态性的起源、保持机制和适应意义[1,2]。

宽瓣豹子花 (*Nomocharis mairei* Lévl.) 分布于云南西北部和四川西南部，是横断山区新近分化出来的一个种，其居群内多态现象丰富多彩。它的形态与豹子花 (*N. pardanthina* Franch.) 和多斑豹子花 (*N. meleagrina* Franch.) 很相似。梁松筠[3]将它归并入豹子花。本文以居群生物学的理论与方法，调查研究云南大理苍山宽瓣豹子花居群形态特征的多态性，试图探讨其变异式样、形成原因和保持机制。

材料与方法

本文标本鉴定仍采用中国植物志 14 卷百合科分类系统[4]。研究材料的产地、海拔、生境及标本号见表 1。标本存放云南大学生物系标本室。

表 1 宽瓣豹子花材料来源

Table 1 The origin of plant material in *N. mairei* Lévl.

产　地 localities	海　拔(m) altitudes	生　境 habitats	标本号
云南大理苍山中和峰	2700—3500	常绿阔叶萌生灌丛 杜鹃箭竹灌丛 冷杉林缘	YH 88060801 YH 890603 YH 1-92712
云南大理苍山花甸坝	2900—3500	常绿阔叶萌生灌丛 杜鹃箭竹灌丛	YH 1-92705 YH 1-92709 10196 10364

笔者于 1988 年 5 月下旬、1989 年 6 月下旬和 1992 年 7 月下旬三次到大理苍山调查、统计，采集宽瓣豹子花，调查海拔范围 2700—3500 m，随机取样，统计个体 77 株。

在调查区范围内，5月下旬至6月下旬为宽瓣豹子花的花期，从7月上旬开始进入果期。调查中分别对每个植株的株高、节间、叶片和花等形态性状进行居群生物学统计分析。实测株高的个体均已开花或结果，共统计63株。节间长度是指两轮生叶间的茎长，实测植株的3个不同节间长取平均值，共统计77株。轮生叶片数为实测植株中部一轮叶片的数目，统计72株。叶片长度和宽度为实测植株的三轮叶片的长与宽并分别取其平均值，统计77株。花朵数是指植株上花朵的数目，统计77株。内轮花瓣长度和宽度为实测植株的1—3朵花的3个内轮花瓣长和宽，并分别取其平均值，统计45株。同样，外轮花瓣长度和宽度按此方法测取，统计45株。内轮和外轮花瓣长与宽之比分别为植株的内轮和外轮花瓣长与宽之比值。统计45株。内轮花瓣斑点数为实测植株一朵花的3个内轮花瓣上的斑点总数；同样，外轮花瓣斑点数按此方法测得，统计45株。

本文统计性状的平均值 ($\bar{x}$)、标准差 (s) 和变异系数 (cv = s / x) 计算，按生物学统计方法[5]。

结果

株高 调查发现居群中不同个体的株高变异幅度较大，25—115 cm，将株高分为9个等级，间距10 cm，每个等级的频率分布见表2。统计表明，居群中株高平均值$\bar{x}$ = 57.7 cm，标准差 s = 19.80 cm，变异系数 cv = 0.343。

表2 居群中不同个体的株高及其分布频率

Table 2 The individual height and its freguency in the population

株高 height (cm)	25—35	35—45	45—55	55—65	65—75	75—85	85—95	95—105	105—115	总和 sum
频数 number	9	7	14	11	12	5	2	1	2	63
频率 frequ-ency(%)	14.2	11.1	22.2	17.5	19.1	7.9	3.2	1.6	3.2	100

表3 居群中不同个体的节间长度及其分布频率

Table 3 The individual internodal length and its frequency in the population

节间长度 internodal length (cm)	2.5—3.4	3.4—4.3	4.3—5.3	5.3—6.1	6.1—7.0	7.0—7.9	7.9—8.8	总和 sum
频数 number	5	13	13	11	16	11	8	77
频率 frequ-ency(%)	6.5	16.9	16.9	14.3	20.8	14.3	10.3	100

节间长度 调查发现，同一个体的不同节间长度大致相同，差异很小；但不同个体的节间长度差异却很大。居群中不同个体的节间长度变异范围为 2.5—8.8 cm，将节间长分为 7 个等级，间距 0.9 cm，不同个体的节间、频数和频率见表 3。统计表明，节间长度为 3.4—7.9 cm，其个体出现频率最多，占整个居群的 83.2%；居群中不同个体的节间长度平均值$\bar{x}$= 5.8 cm，标准差 s = 1.59 cm，变异系数 cv = 0.274。

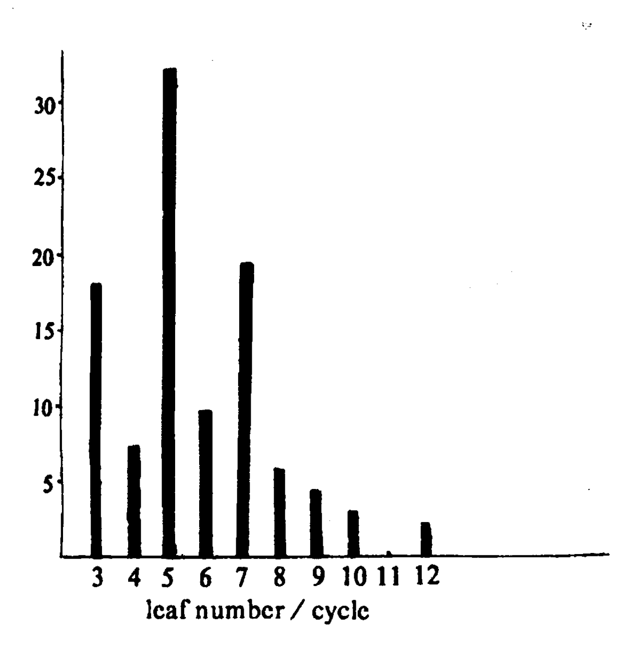


图 1 居群中不同个体的轮生叶片数及其分布频率

Fig. 1 The individual leaf number of cycle and its freguency in the population

轮生叶片数 宽瓣豹子花除茎基部有 2—4 片互生叶外，其它叶片均为轮生。同一个体不同轮上的叶片数大体相同，即使有差异也仅仅相差 1—2 片；但不同个体的轮生叶片数差异很大。居群中不同个体的轮生叶片数变异式样见图 1。轮生叶片数分别为 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12 的个体，其出现频率分别为 18.1%, 6.9%, 31.9%, 9.7%, 19.4%, 5.6%, 4.2%, 2.8%, 0.0%, 1.4%。其中轮生叶片数为 5 的个体出现频率最高。居群中不同个体的轮生叶片数平均值$\bar{x}$ = 5.6 片，标准差 s = 1.97，变异系数 cv = 0.351。

叶片 宽瓣豹子花花期至果期，植株上轮生叶片的大小已基本定形。同一个体在同一轮上的不同叶片或不同轮上的不同叶片差异较小，但不同植株上的轮生叶片的形状和大小差异则显著，呈现出一系列的变异式样（图 2)。

居群中，不同个体的叶片长度变化范围为 2.8—9.2 cm，宽度变化范围为 0.8—2.9 cm，叶片长度和宽度及其分布频率见图 3。叶片长度分别为 2.8—3.6, 3.6—4.4, 4.4—5.2, 5.2—6.0, 6.0—6.8, 6.8—7.6, 7.6—8.4, 8.4—9.2 cm，其个体出现频率分别为 9.1%, 7.8%, 23.4%, 22.1%, 15.6%, 7.8%, 7.8%, 6.5%。居群中不同个体叶片长度的平均值 $\bar{x}$ = 5.7 cm，标准差 s = 1.58 cm，变异系数 cv = 0.275。叶片宽度分别为 0.8—1.1, 1.1—1.4, 1.4—1.7, 1.7—2.0, 2.0—2.3, 2.3—2.6, 2.6—2.9 cm，其个体出现频率分别为 20.8%, 19.5%, 33.8%, 9.1%, 12.9%, 2.6%, 1.3%。居群中不同个体叶片宽度的平均值 $\bar{x}$ = 1.6 cm，标准差 s = 0.44 cm，变异系数 cv = 0.282。

花朵数 居群中不同个体的花朵数差异极大，变异范围 0—8 朵。不同植株的花朵数及其分布频率见图 4。花朵数分别为 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 的个体，其出现频率分别为 2.6%, 27.3%, 22.1%, 20.8%, 11.7%, 9.1%, 1.3%, 3.9%, 1.3 / %。由此可见，花朵数为 1, 2, 3 的个体在居群中的出现频率最高。统计表明，居群中不同个体的花朵数平均值 $\bar{x}$ = 2.7 朵，标准差 s = 1.75 朵，变异系数 cv = 0.647。

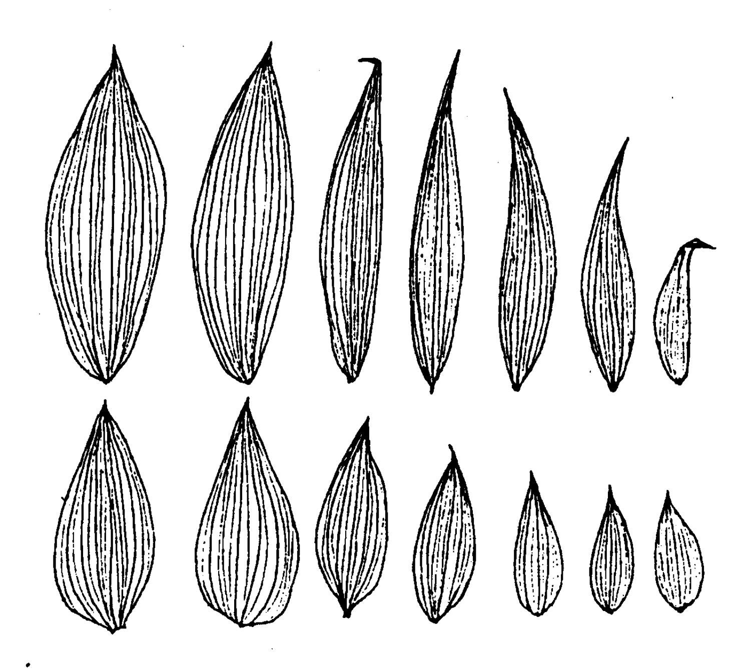


图 2 居群中不同个体的轮生叶片的变异式样

Fig 2 The various patterns of cyclic leaf of individual in the population

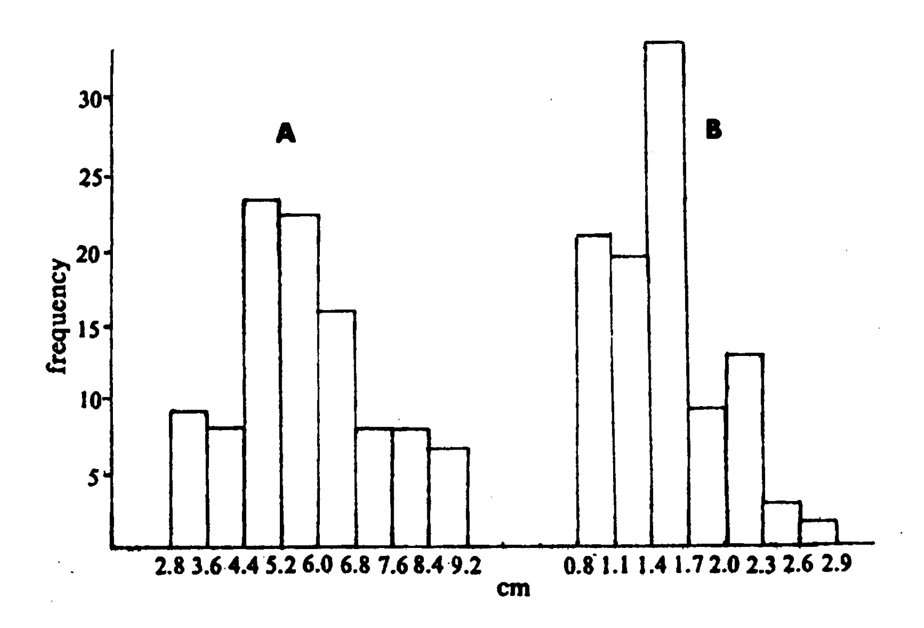


图 3 居群中不同个体的叶片长度和宽度及其分布频率

Fig. 3 The leaf length and broad of individual and their frequencies in the popolation.

A. leaf length frequency; B. leaf broad

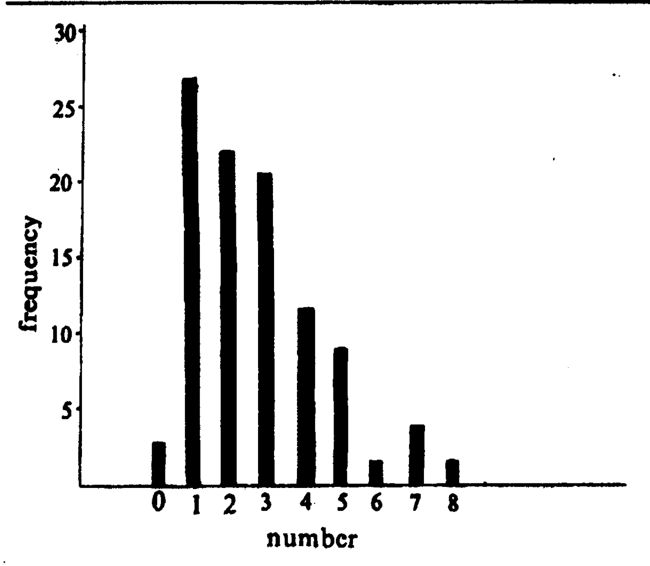


图 4 居群中不同个体的花朵数及其分布频率

Fig. 4 The flower number of individual and its frequency in the population

花瓣 宽瓣豹子花的内外轮花瓣是所调查形态中多态性最丰富的。不同个体不仅花瓣的大小和形状变异极大，而且花瓣上斑点的大小、形状和分布式样也极为复杂多样（图5）。通常同一个体上的不同花朵无论花瓣的大小和形状，还是其斑点的大小、形状、多少和分布，其差异均很小；且同一朵花的不同花瓣其差异就更小。

内轮花瓣 内轮花瓣园形、宽卵形至卵形。边缘具流苏状锯齿，有的个体内轮花瓣基部 1／3 以上边缘具流苏

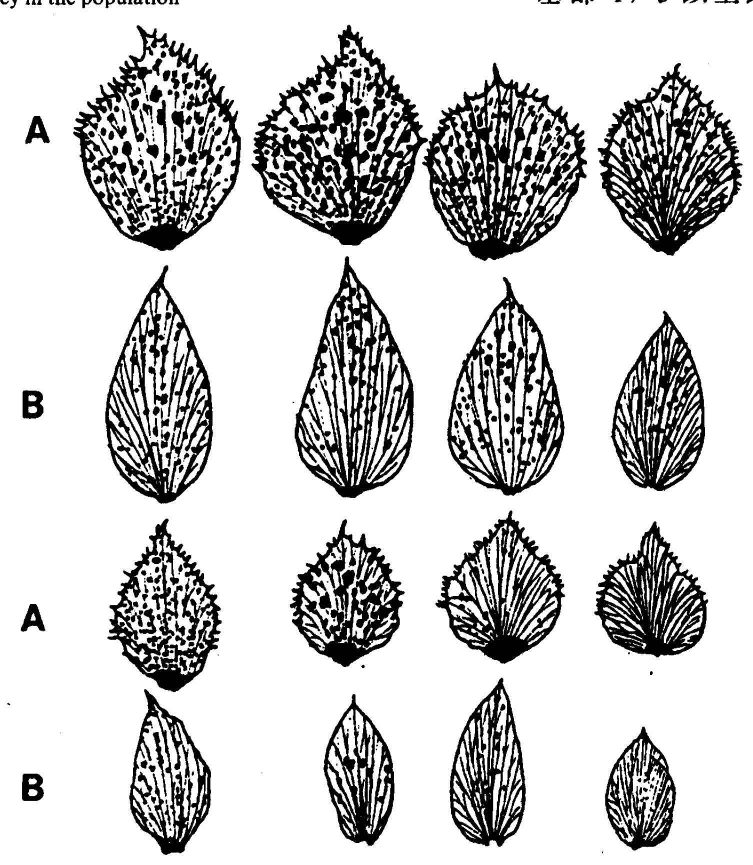


图 5 居群中不同个体的内外轮花瓣的变异式样

Fig. 5 The various pattern of individual peral in the population.

A. inner petal; B. outer petal

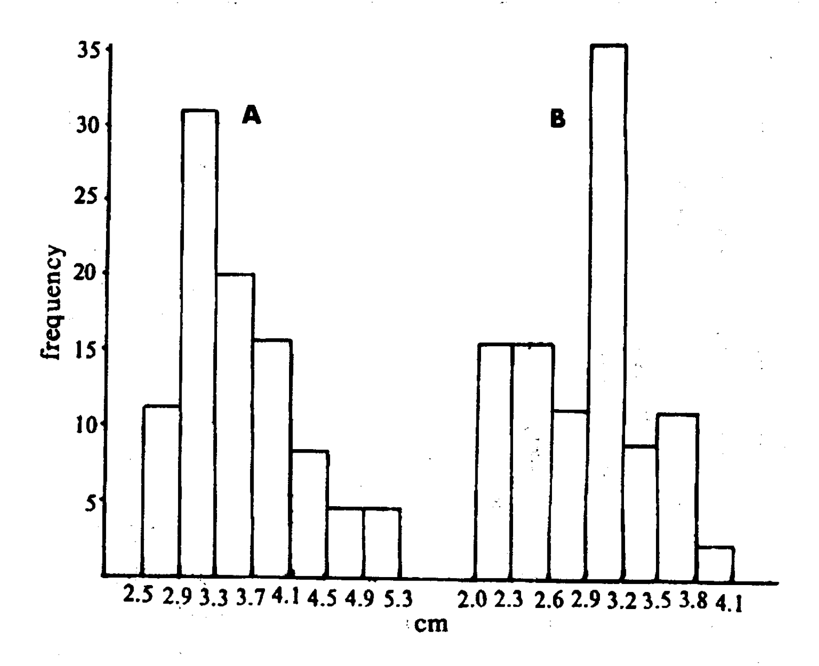


图 6 居群中不同个体的内轮花瓣长度和宽度及其分布频率

Fig. 6 The length and broad of individual inner petal in the population.

A. length of inner petal; B. broad of inner petal

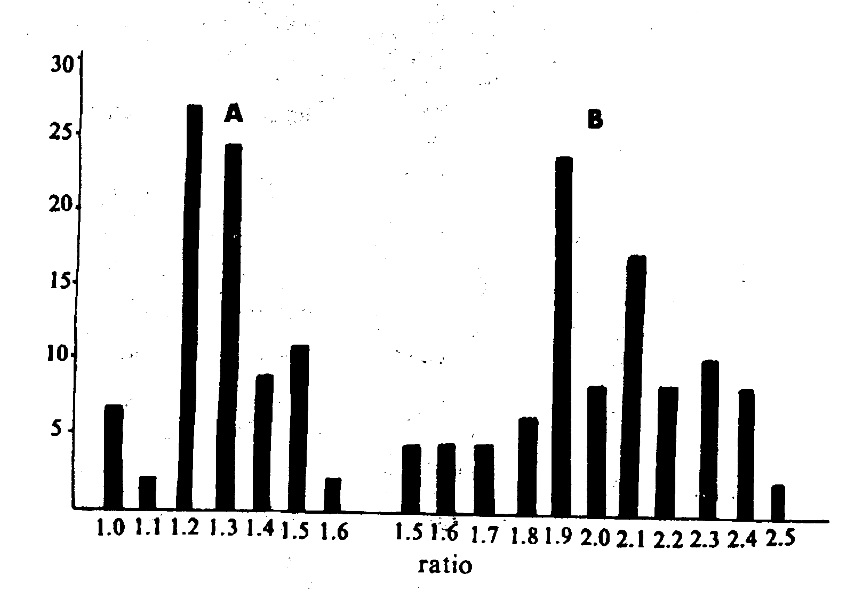


图 7 居群中不同个体的花瓣长与宽的比值及其分布频率

Fig. 7 The ratio between petal length and broad of individual and their frequencies in the population.

A. ratio of inner petal; B. ratio of outer petal

状锯齿，有的个体 1／2 以上边缘具流苏状锯齿，且不同的个体流苏状锯齿深浅各异。内轮花瓣基部呈紫红色的肉质鸡冠状垫状隆起，其大小、形状和隆起的高度，不同个体差异较大。内轮花瓣被有紫红色斑点，有的个体其斑点密布，有的个体其斑点均匀分布，有的个体其斑点零星分布，有少数个体甚至无斑点；且斑点的大小、形状和色彩的深浅，不同的个体差异极大。通常，斑点沿内轮花瓣基部向上逐渐扩大成斑块(图 5: A)。

居群中，不同个体的内轮花瓣长度的变异范围为 2.5—5.3 cm，其宽度的变异范围为 2.0—4.1 cm, 不同个体的内轮花瓣长度和宽度及其分布频率见图 6。内轮花瓣长度分别为 2.5—2.9, 2.9—3.3, 3.3—3.7, 3.7—4.1, 4.1—4.5, 4.5—4.9, 5.9—5.3 cm，其个体出现频率分别为 11.1%, 31.1%, 20.0%, 15.6%, 13.3%, 4.4%, 4.4%。居群中不同个体的内轮花瓣长度的平均值 x = 3.7 cm，标准差 s = 0.67 cm，变异系数 cv = 0.183。内轮花瓣宽度分别为 2.0—2.3, 2.3—2.6, 2.6—2.9, 2.9—3.2, 3.2—3.5, 3.5—3.8, 3.8—4.1 cm，其个体的出现频率分别为 15.6%, 15.6%, 11.1%, 35.6%, 8.9%, 11.1%, 2.2%。居群中不同个体的内轮花瓣宽度的平均值 $\overline{x}$ = 2.9 cm，标准差 s = 0.24 cm，变异系数 cv = 0.168。

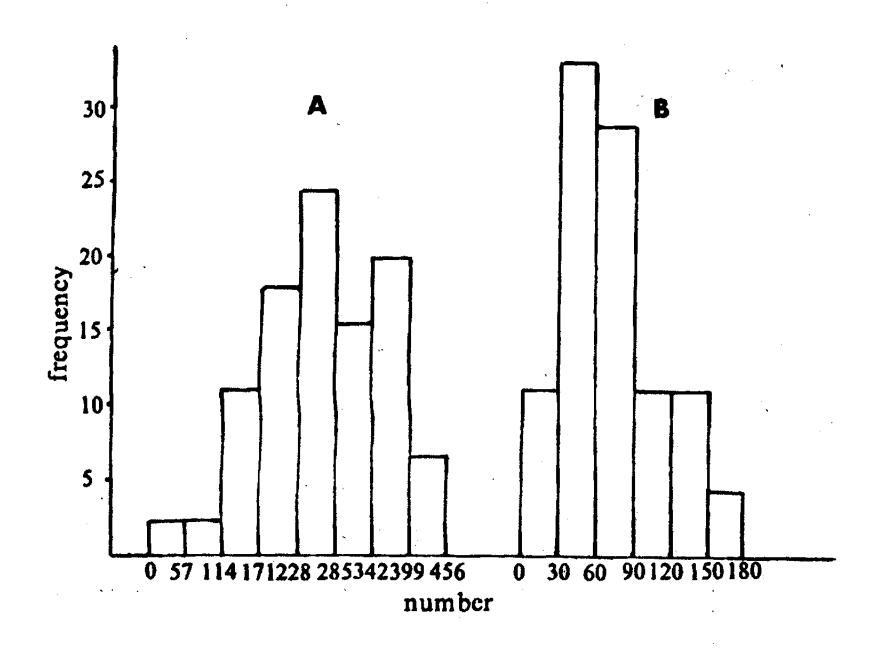


图 8 居群中不同个体内外轮花瓣斑点数及其分布频率

Fig. 8 The aot number of individual petal and its frequency in the population

A. dot number of inner petal; B. dot number of outer petal

居群中，内轮花瓣长与宽之比值变异较大，不同个体该比值变异范围为 1.0-1.6。该比值分别为 1.0, 1.1, 1.2, 1.3, 1.4, 1.5, 1.6，其个体的出现频率分别为 6.7%, 2.0%, 26.7%, 24.4%, 8.9%, 11.1%, 2.2% (图 7: A)。统计显示,居群中该比值的平均值 $\overline{x}$ = 1.3，标准差 s = 0.15，变异系数 cv = 0.119。

宽瓣豹子花内轮花瓣上的斑点大小、数目、形状以及分布式样是调查性状中变异最丰富的。斑点最大的直径可达 5 mm，最小的直径仅有 0.1 mm。有的斑点成很不规则的多

边形，有的斑点成规范的圆形或椭圆形。有的个体斑点数多达 456 个，有的个体整个内轮花瓣上无任何斑点。居群中，斑点数分别为 0—57, 57—114, 114—171, 171—228, 228—342, 342—399, 399—456，其个体再现频率分别为 2.2%, 2.2%, 11.1%, 17.8%, 24.4%, 15.6%, 20.0%, 6.7% (图 8: A)。可见，斑点数为 110—400 个，个体出现频率最高，占整个居群的 88.9%。居群中斑点数平均值 $\bar{x}$ = 264.8 个，标准差 s = 98.41 个，变异系数 cv = 0.372。

外轮花瓣 外轮花瓣卵形至宽卵形，边缘全缘，先端渐尖。外轮花瓣上斑点与相对应的内轮花瓣相比，不仅数目少，而且斑点小。详见图 5 (B)。

居群中，不同个体的外轮花瓣长度变异范围为 2.5—5.5 cm，其宽度的变异范围为 1.3—2.8 cm，外轮花瓣长度和宽度及其分布频率见图 9。其长度分别为 2.5—3.0, 3.0—3.5, 3.5—4.0, 4.0—4.5, 4.5—5.0, 5.0—5.5 cm，出现频率分别为 8.7%, 41.3%, 17.4%, 13.0%, 10.9%, 8.7%。居群中外轮花瓣长度的平均值 $\bar{x}$ = 3.9 cm，标准差 s = 0.79 cm，变异系数 cv = 0.203。其宽度分别为 1.3—1.6, 1.6—1.9, 1.9—2.2, 2.2—2.5, 2.5—2.8 cm，出现频率分别为 23.9%, 34.8%, 21.7%, 15.2%, 4.4%。居群中外轮花瓣宽度的平均值 $\bar{x}$ = 1.9 cm，标准差 s = 0.34 cm，变异系数 cv = 0.178。

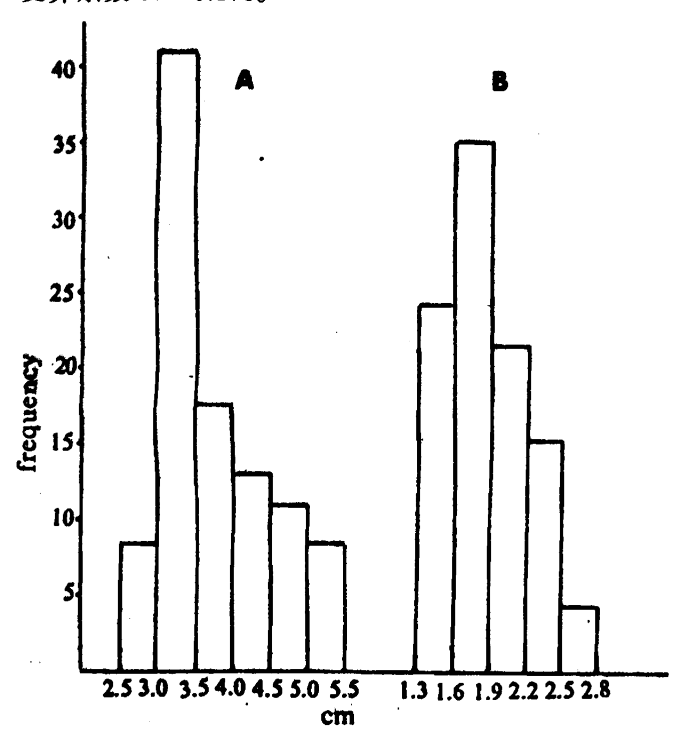


图 9 居群中不同个体的外轮花瓣长度和宽度及其分布频率

Fig. 9 The length and broad of individual outer petal and their frequencies in the population.

A. length of outer petal; B. broad of outer petal

居群中不同个体的外轮花瓣长与宽之比值变异范围为 1.5—2.5，该比值分别为 1.5, 1.6, 1.7, 1.8, 1.9, 2.0, 2.1, 2.2, 2.3, 2.4, 2.5，出现频率分别为 4.4%, 4.4%, 4.4%, 6.5%, 23.9%, 8.7%, 17.3%, 8.7%, 10.8%, 8.7%, 2.2% (图 7: B)。居群中外轮花瓣长与宽之比的

平均值$\bar{x}=2.1$，标准差 $s=0.28$，变异系数 $cv=0.133$。

居群中外轮花瓣上斑点的最大直径 3 mm，最小直径 0.2 mm，斑点数最多 180 个，最少 0 个。其斑点数分别为 0—30, 30—60, 60—90, 90—120, 120—150, 150—180，出现频率分别为 11.1%, 33.3%, 28.9%, 11.1%, 11.1%, 4.4% (图 8: B)。居群中外轮花瓣斑点数的平均值$\bar{x}=68.3$ 个，标准差 $s=42.01$ 个，变异系数 $cv=0.615$。

讨　论

所调查性状中，花朵数、内外轮花瓣斑点数、轮生叶片数、株高等性状变异系数 (cv 值) 均很大，分别为 0.647, 0.615, 0.372, 0.351, 0.343。表明这些性状的数据参差不齐，也就是说，在居群中这些性状表现出个体上的差异极大，多态现象极其丰富。

统计表明，内外轮花瓣斑点数分别是$\bar{x}\pm s=264.8\pm 98.41$ 个，$cv=0.372$；$\bar{x}\pm s=68.3\pm 42.01$ 个，$cv=0.615$。说明在居群中前者与平均值的离散程度大于后者，且后者的整齐程度也不如前者。

研究性状中，株高、节间长度、叶片长度与宽度、内外轮花瓣长度与宽度以及花朵数均为既可遗传又受环境作用的数量性状。环境对这些性状的饰变作用很强。与此相反，轮生叶片数、内外轮花瓣长与宽之比、内外轮花瓣上斑点的大小、形状、数目、分布式样等性状则是较稳定的遗传性状，且在苍山宽瓣豹子花居群中变异突出，多态性丰富，是研究种内遗传多样性的好素材。

居群中不同个体的株高，节间长度、叶片长度与宽度、花朵数、内外轮花瓣长度与宽度的变异幅度均较大，这与生境中的诸如土壤厚度、肥力、水分等因子有关，还与居群的遗传背景有关，更与植株的鳞茎大小直接有关。鳞茎大小对植株的发育影响很大，鳞茎大，植株高大，花朵数多, 节间长和叶片的长与宽以及内外花瓣长与宽均较大，相之亦然。通常，一年生、二年生和三年生的鳞茎所萌发的植株都不会开花。

然而，轮生叶片数是宽瓣豹子花较稳定的遗传性状，环境饰变的作用相对较小。同一个体不同轮的叶片数差异很小，但不同个体的轮生叶片数差异显著。内外轮花瓣的长与宽之比值，无论个体所在生境如何，营养生长状况如何，它是一个相当稳定的数值，受环境影响很小，直接反映个体的遗传本质。再者，内外轮花瓣上的斑点大小、形态、数目、分布式样均是十分稳定的遗传性状。不同个体间存在巨大的变异。以上性状均是研究种内遗传变异的好性状。这些性状在变异中所占的遗传成分比例极大。

内轮花瓣长与宽之比，是宽瓣豹子花与多斑豹子花 (*N. meleagrina*) 区别的一个重要特征[4]。通常认为，内轮花瓣长与宽近等长为宽瓣豹子花；长大于宽为多斑豹子花。统计表明，苍山宽瓣豹子花居群中该比值为 1.2—1.3 的个体出现频率最高，占整个居群的 51.1%；该比值为 1.0—1.1 的个体出现频率最少，仅占 8.7%；该比值为 1.4—1.6 （长显著大于宽）的个体出现频率并不低，占 22.2%。由此看来，内轮花瓣长与宽之比虽是稳定的遗传性状，但在居群中不同个体间变异范围较大，在分类鉴定中要慎重。

研究表明，苍山宽瓣豹子花居群几乎所有的可见性状都具有多态现象。说明居群内存在较大的遗传变异。从所调查性状变异范围广、标准差和变异系数大的情况看，居群内个体的杂合程度较高。居群内个体杂合度高是造成多态现象，特别是平衡多态现象的重要原

因[2]。宽瓣豹子花通过虫媒异花传粉保持一定的杂合度。在适应上杂合体比纯合体优越，具有较高的适合度。因此，杂合有利性是造成宽瓣豹子花多态现象和保持一定杂合程度的重要原因。

造成宽瓣豹子花形态多态现象的另一个重要原因是其染色体系统还不稳定，经常发生结构变异，从而成为形态变异的染色体遗传基础。苍山宽瓣豹子花居群核型或染色体具有丰富的多态性（见前文）。

从苍山宽瓣豹子花居群分布在苍山山脉的情况来看，生态环境很不一致。例如，其分布海拔从 2700—3500 m，分布于山脊、山坳，阳坡、阴坡，坡上、坡中、坡下，常绿阔叶萌生灌丛、杜鹃箭竹灌丛、冷杉林缘等生境。生境条件十分悬殊，水、热、光、土等生态因子和种间、种内的竞争格局也不一样。不同的基因型可能有利于不同亚生态位的选择，形成居群内部的歧化选择。因此，环境异质性本身就能导致平衡多态现象。由于居群中存在大量的遗传变异，某些基因型适应于某些亚生态位，另一些基因型适应于另一些亚生态位，从而形成不同的亚居群[6]。调查发现 2700—3000 m 海拔的常绿阔叶萌生灌丛中生长的个体普遍较高大；而 3000—3500 m 海拔的杜鹃箭竹灌丛或冷杉林缘生长的个体相对矮小，随着海拔递增，个体的株高、节间长度、叶片长度与宽度、花瓣长度与宽度、花朵数等若干性状有递减的趋势。苍山花甸坝亚居群开花的物候比苍山中和峰亚居群的晚，前者的个体普遍比后者的矮小一些。可见，苍山宽瓣豹子花不同的亚居群间存在着一定的差异，有些亚居群间差异还很明显。再者，同一亚居群内的不同亚生态位，如常绿阔叶萌生灌丛、杜鹃箭竹灌丛中、冷杉林缘，岩石缝中、溪边、山路边等亚生态位生长的个体，往往表现也有差异。通常光因子充足、腐殖土肥厚的常绿阔叶萌生灌丛中、岩石缝腐殖土肥厚处、溪边生长的个体较高大，花朵数也较多；杜鹃箭竹灌丛中、阴坡生长的个体较矮小，花朵数少而小。

总之，苍山宽瓣豹子花居群的个体形态性状均具有多态性，各形态性状的多态性分布式样各不相同。宽瓣豹子花是百合群中很有特色的观赏花卉，具有良好的引种驯化前景。多态性分布式样的研究则是引种驯化和遗传育种的重要基础和依据。

参 考 文 献

〔1〕Solbrig OT. Introduction to population biology and evolution. Reading, Massachusetts: Addison-Wesley Publishing Company, 1979. 205—248.

〔2〕黄瑞复. 云南松的种群遗传与进化. 云南大学学报（自然科学版），1993, **15**(1): 50—63.

〔3〕梁松筠. 豹子花属的研究. 植物研究，1984, **4**(3): 163—178.

〔4〕汪发缵，唐 进. 中国植物志第14卷. 北京：科学出版社，1980, 159—164.

〔5〕杜荣骞. 生物统计学. 北京：高等教育出版社，1990, 10—23.

〔6〕Merrell D J. Ecological genetics. London: Longman, 1981. 118—133.